

La pénétration et l'installation
des cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965
(Digenea, Gymnophallidae) chez *Cardium glaucum* Bruguière

par Pierre BARTOLI *

Résumé. — L'auteur décrit les diverses voies empruntées par les cercaires de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965, à l'intérieur de l'hôte vecteur *Cardium glaucum* Bruguière, pour parvenir jusqu'aux parties du corps où elles se transformeront en métacercaires. Ces régions, représentant un microbiotope, sont limitées aux zones extrapalléales sous-articulaire et périphérique. Diverses anomalies, dont plusieurs concernent la croissance du test, sont liées à la présence des métacercaires de ce Digène dans l'espace extrapalléal périphérique.

Abstract. — The author describes the different ways which are followed by the infective cercariae of *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965, inside the second intermediate host *Cardium glaucum* Bruguière. Metacercariae settle in two microbiotops which are described and drawn; they occur between the shell and the mantle of the cockle, the first one below the hinge and the second one at the periphery of the pallial line. Several damages are produced on the test of the cockle when very numerous metacercariae settle in the second microbiotop.

Dans le milieu lagunaire de Camargue, se déroule le cycle biologique de *Gymnophallus fossarum* P. Bartoli, 1965, Digène parasite du tube digestif d'Oiseaux de rivages marins. Les cercaires, de type furcocerque, naissent dans des sporocystes parasitant *Scrobicularia plana* Da Costa; les métacercaires sont retrouvées dans plusieurs hôtes vecteurs parmi lesquels *Cardium glaucum* Bruguière. Ce Mollusque joue un rôle prépondérant en raison de son abondance dans le biotope et du grand nombre de larves qu'héberge chaque individu.

J'ai essayé de suivre le cheminement des cercaires à l'intérieur de cet hôte vecteur, jusqu'à leur installation et leur transformation en métacercaires. Les métacercaires des Gymnophallides ne sont jamais enkystées et, depuis longtemps, on sait qu'elles sont localisées, dans la plupart des cas, dans l'espace *interpallium et conchas*, c'est-à-dire dans l'intervalle compris entre le manteau et la coquille. Ce dernier point doit être précisé; en effet, les métacercaires ne sont pas disposées n'importe où dans cet espace mais dans des microbiotopes bien définis, qui ne sont d'ailleurs pas rigoureusement identiques chez les divers hôtes vecteurs. Dans le cas de *C. glaucum*, nous verrons les incidences de la localisation des métacercaires sur la croissance de la coquille.

* Laboratoire de Zoologie marine, Université de Provence, Centre de Saint-Jérôme, F- 13013 Marseille.

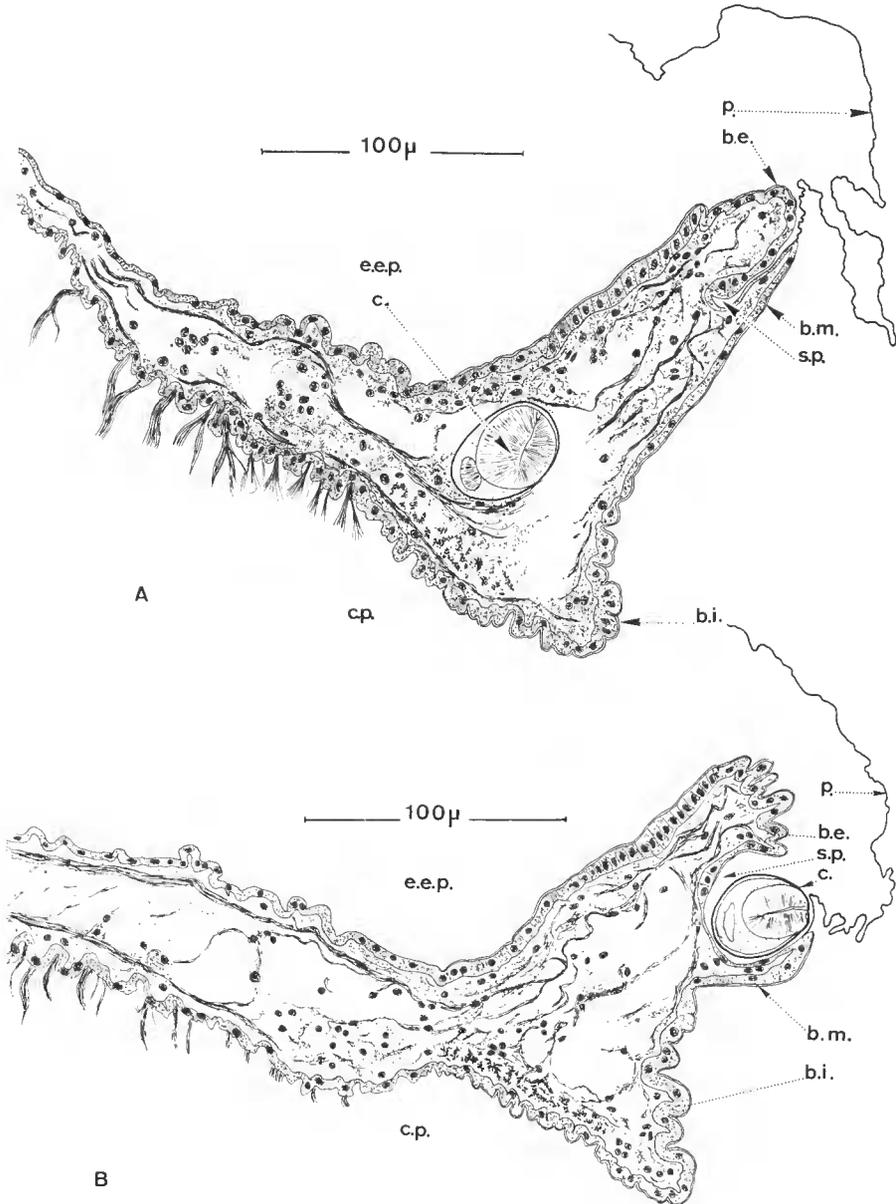


FIG. 1. — Coupes transversales du bord palléal d'un jeune *Cardium glaucum*, quatre heures après une infestation expérimentale massive par les cercaires de *Gymnophallus fossarum*. A : Cercaire en train de traverser le bord du manteau ; B : Cercaire déjà en place dans le micro-biotope extrapalléal périphérique.

b.e., b.i., b.m. : bourrelets palléaux externe, interne et moyen ; c. : cercaire ; c.p. : cavité palléale ; e.e.p. : espace extrapalléal périphérique ; p. : périostracum ; s.p. : sillon périostracal.

I. PÉNÉTRATION ET CHEMINEMENT DES CERCAIRES DANS *CARDIUM GLAUCUM*

TECHNIQUE

Les *C. glaucum* utilisés proviennent de stations situées à l'est de la Camargue (région d'Hyères, Var) où *G. fossarum* est invariablement absent. Tous ces coquillages, de petite taille et de mêmes dimensions (longueur : 0,5 cm) ont été mis en présence, pendant une heure, d'une très grande quantité de cercaires spontanément et fraîchement émises. Plusieurs *Cardium* sont fixés *in toto* à la fin de cette heure ; d'autres exemplaires sont ensuite régulièrement prélevés et fixés toutes les trois heures. Après décalcification, les Lamelli-branches sont coupés, colorés et montés en préparations sériées.

RÉSULTATS

Contrairement à la plupart des Gymnophallides, les cercaires de *G. fossarum* sont dépourvues de glandes de pénétration. Malgré cette lacune, leur aptitude à passer au travers des tissus de l'hôte n'en est pas pour autant diminuée.

Au bout d'une heure, la quantité de cercaires ayant pénétré dans la cavité palléale du coquillage, entraînées par le courant siphonal, est extrêmement élevée ; cependant, une très faible proportion d'entre elles a pu réussir à pénétrer dans le corps de l'animal. On retrouve alors quelques larves dans l'épaisseur des palpes labiaux et des branchies.

Quatre heures après, on observe un nombre important de cercaires dans les palpes labiaux et les branchies. Par contre, on en repère seulement quelques-unes dans l'épaisseur du bourrelet palléal (fig. 1 A) ou même déjà dans l'espace extrapalléal périphérique où elles demeureront et se transformeront en métacercaires (fig. 1 B).

Au bout de sept heures, les palpes labiaux et les branchies accusent une importante infestation et, à partir de là, la masse viscérale elle-même commence à être envahie (fig. 2). Des cercaires sont déjà arrivées dans la région sous-articulaire, c'est-à-dire au-dessous de la charnière, entre le manteau et la coquille, où elles évolueront en métacercaires.

Dix heures après, à partir des palpes labiaux et des branchies, les cercaires ont envahi la totalité de la masse vivante du Lamelli-branchie. Un grand nombre d'entre elles est maintenant en place entre le manteau et la coquille, sous la charnière ; une plus petite quantité est observée dans la zone extrapalléale marginale.

INTERPRÉTATION

Les cercaires ne pénètrent donc pas n'importe où dans le corps du *Cardium*. L'examen attentif d'un grand nombre de préparations révèle que la pénétration s'effectue selon deux voies distinctes (fig. 3).

1. Voie principale

La voie principale est représentée par les palpes labiaux et les branchies, organes n'offrant qu'une résistance relative à l'effraction des cercaires ; c'est d'ailleurs vers ces organes que les larves sont conduites naturellement, entraînées par les mouvements ciliaires de l'épithélium branchial.

Les cercaires ayant pénétré dans les palpes labiaux et les branchies remontent vers le rachis branchial, atteignent la cavité épibranchiale et gagnent la région située au-dessous de la charnière, après avoir contourné l'enveloppe musculaire entourant la masse viscérale.

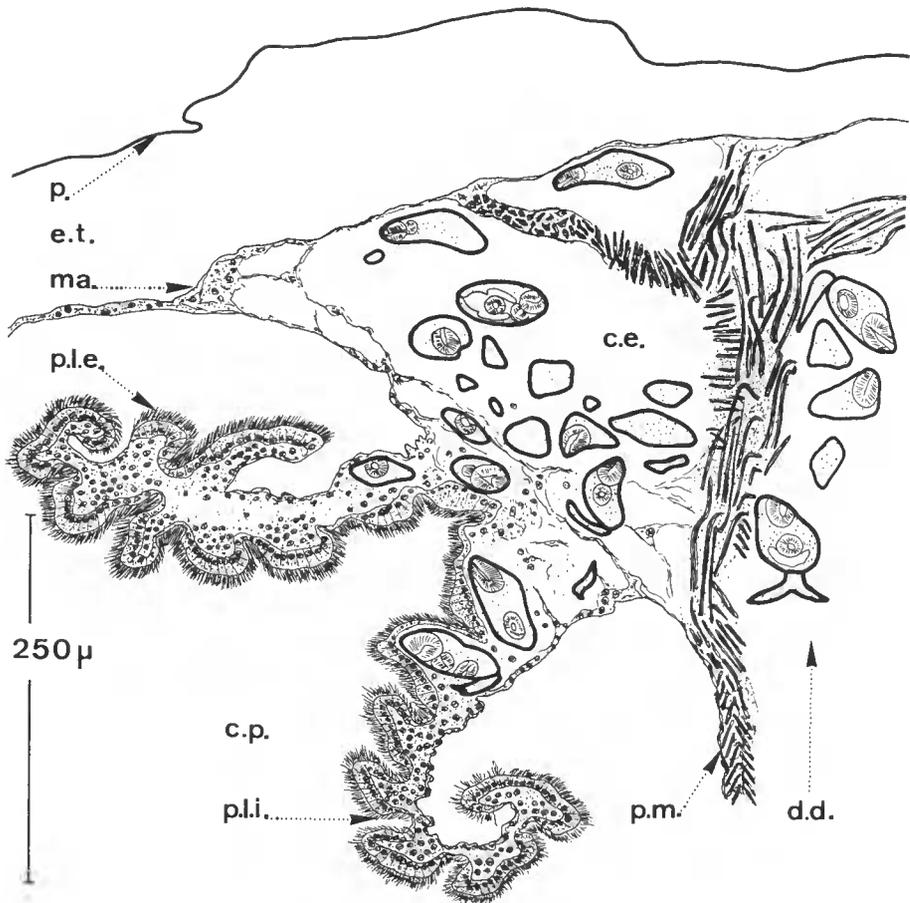


FIG. 2. — Coupe transversale au niveau des palpes labiaux d'un jeune *Cardium glaucum*, sept heures après une infestation expérimentale massive par les cercaires de *Gymnophallus fossarum*.
c.e. : cavité épibranchiale ; c.p. : cavité palléale ; d.d. : diverticules digestifs ; e.t. : emplacement du test ; ma. : manteau ; p. : périostracum ; p.l.e., p.l.i. : palpes labiaux externe et interne ; p.m. : paroi musculaire.

Il arrive même qu'un nombre important de larves réussisse à passer au travers de cette enveloppe musculaire, parvenant ainsi au sein de la masse viscérale ; si elles ne réussissent pas à gagner l'espace extrapalléal, leur destinée est alors irrémédiablement compromise.

En dehors de ces grandes lignes, la cercaire ne semble pas faire un choix pour son cheminement à travers le corps de l'hôte vecteur. Il est remarquable de constater qu'elle passe partout, aucune barrière ne l'arrêtant. C'est ainsi que dans plusieurs exemplaires fixés dix heures après leur mise en contact avec les cercaires, ou davantage même, j'ai observé des larves en quantité importante entre les diverticules digestifs, dans les reins et même entre le péricarde et le cœur ; j'en ai aussi fréquemment rencontré dans la lumière du tube digestif, entrées là après effraction de la muqueuse intestinale (les cercaires ne sont pas avalées ; je n'en ai aperçu à aucun moment dans le bulbe buccal). Il est vraisemblable que ces cercaires égarées ne pourront survivre, et seules se transformeront en métacercaires les larves ayant réussi à parvenir dans l'espace *interpallium et conchas* sous-articulaire.

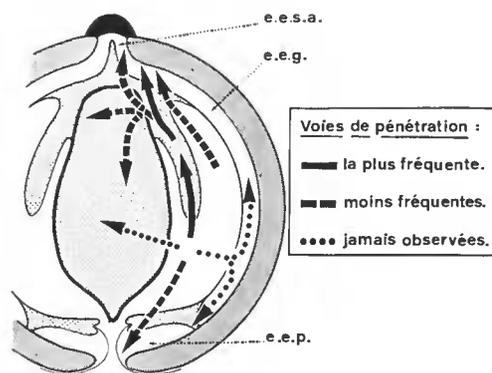


FIG. 3. — Section transversale schématique d'un jeune *Cardium glaucum* illustrant les différentes voies empruntées par les cercaires de *Gymnophallus fossarum* pour parvenir jusqu'aux divers microbiotopes.

e.e.g. : espace extrapalléal général ; e.e.p. : espace extrapalléal périphérique ; e.e.s.a. : espace extrapalléal sous-articulaire.

2. Voie secondaire

La seconde voie de pénétration des cercaires est plus diffuse. Les larves pénètrent directement dans le bord palléal au-delà duquel elles trouveront aussitôt l'espace extrapalléal périphérique où elles évolueront en métacercaires. Les cercaires utilisant cette voie de pénétration sont relativement peu nombreuses mais leurs chances de réussite sont très grandes ; effectivement, peu d'obstacles s'opposent à leur entrée dans le microbiotope où elles s'installeront.

En dehors de ces deux voies de pénétration, je n'ai jamais observé un passage de cercaires de la cavité palléale vers l'espace extrapalléal général à travers le manteau, ni vers le pied ou la masse viscérale (fig. 3).

Pendant toute la durée de leur migration à travers le corps du Lamellibranche, les cercaires conservent curieusement leur queue ; elles ne la perdront qu'une fois arrivées dans l'espace extrapalléal où elles évolueront alors en métacercaires.

II. MICROBIOTOPES OCCUPÉS PAR LES MÉTACERCAIRES DE *GYMNOPHALLUS FOSSARUM* CHEZ *CARDIUM GLAUCUM*

Les métacercaires de *G. fossarum* se rencontrent dans l'intervalle compris entre le manteau et la coquille de l'hôte vecteur, mais exclusivement :

- sur toute la longueur de l'espace extrapalléal situé à la périphérie de la ligne d'attache des muscles palléaux sur le test : c'est l'espace extrapalléal « périphérique » ;
- dans la région située au-dessous de la charnière : c'est l'espace extrapalléal « sous-articulaire ».

ESPACE EXTRAPALLÉAL PÉRIPHÉRIQUE

(Fig. 4 et 5)

C'est l'espace compris entre :

- la face externe du bourrelet palléal ;
- la ligne d'attache des muscles rétracteurs des bords palléaux sur le test ;
- la paroi interne de la coquille ;
- le périostracum.

Il s'étend le long des faces antérieure, ventrale et postérieure de chaque valve, entre les muscles adducteurs antérieur et postérieur. A aucun moment, il ne communique avec le milieu extérieur.

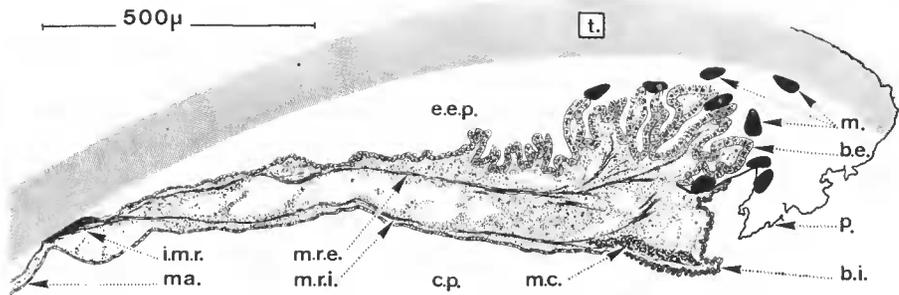


FIG. 4. — Coupe transversale de la bordure palléale d'un *Cardium glaucum* de 1,80 cm de longueur, intensément infesté naturellement par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* (lagune de Beauduc, février 1972).

Les cercaires ayant traversé le bourrelet palléal arrivent dans l'espace extrapalléal périphérique. Elles vont alors rapidement vers la partie la plus marginale de ce dernier, vers la bordure extrême du manteau, c'est-à-dire vers le bourrelet externe et le sillon périostacal. L'installation des larves dans cette région provoque une réaction de l'épithélium

palléal qui engendre alors de nombreuses villosités. Ces dernières, volumineuses au niveau du bourrelet externe, se réduisent au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'extrémité libre du manteau (fig.4). Il faut remarquer que l'épaisseur de la bordure palléale est plus importante chez les animaux très parasités que chez les sujets indemnes.

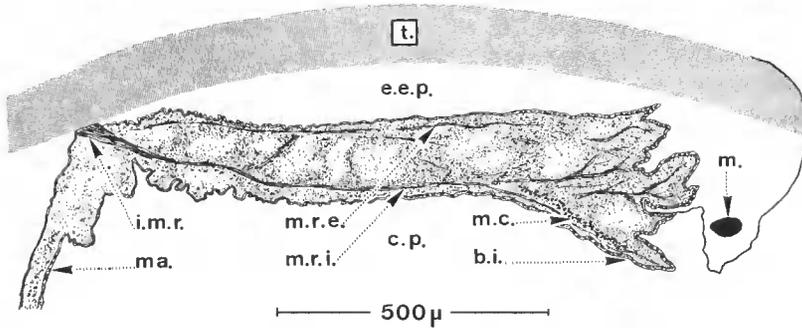


FIG. 5. — Coupe transversale du bord palléal d'un *Cardium glaucum* de 1,83 cm de longueur, très peu infesté par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* (lagune de Port-Saint-Louis-du-Rhône, février 1972).

b.e., b.i. : bourrelets palléaux externe et interne ; c.p. : cavité palléale ; e.e.p. : espace extrapalléal périphérique ; i.m.r. : insertion des muscles rétracteurs des bords du manteau sur le test ; m. : métacercaire ; ma. : manteau ; m.c. : muscles circumpalléaux ; m.r.e., m.r.i. : muscles rétracteurs des bords du manteau externe et interne ; p. : périostracum ; t. : test.

Les métacercaires demeurent libres dans l'espace extrapalléal périphérique ; parfois, elles sont accolées à la face interne de la coquille. Plus rarement, on en observe aussi fichées dans les replis palléaux, quelques-unes parvenant même à s'immiscer dans le sillon périostracal, entre les bourrelets palléaux moyen et externe. Les profondes dépressions situées entre les replis de la bordure externe du manteau au niveau desquelles on trouve parfois des métacercaires ne cessent jamais de conserver leur relation avec l'espace extrapalléal. A aucun moment, je n'ai observé le moindre processus d'englobement des métacercaires par le manteau, de sorte que les Distomes sont toujours situés à l'extérieur du corps du Lamellibranche¹. Mais les métacercaires sont prisonnières à l'intérieur de l'espace extrapalléal périphérique, le périostracum s'opposant à leur sortie éventuelle. Cependant, lorsque l'infestation accuse une intensité élevée, des déchirures se produisent au niveau du périostracum (voir plus loin). Il en résulte alors des possibilités d'échange entre l'espace extrapalléal et le milieu extérieur et c'est ainsi que des métacercaires peuvent occasionnellement tomber de leur hôte. D'ailleurs, lorsqu'on isole dans de petits cristallisoirs des *C. glaucum* très intensément infestés, il n'est pas rare de trouver des métacercaires rampant sur le fond du récipient. Les déchirures du périostracum sont naturelles et ne sont pas le résultat d'un traumatisme dû par exemple au ramassage ou au transport des coquillages. En effet, dans des *C. glaucum* prélevés délicatement, fixés sur place, puis débités en coupes sériées, j'ai

1. Qu'elles soient ou non entre les villosités de la bordure palléale, les métacercaires ont toutes une vessie excrétrice extrêmement volumineuse, bourrée d'un très grand nombre de granulations noirâtres. Cette observation semble infirmer le fait selon lequel l'état de réplétion de la vessie serait une conséquence de l'enrobage des métacercaires par les tissus de l'hôte vecteur (E. A. BOWERS et B. L. JAMES, 1967).

observé à deux reprises de grosses métacercaires rampant sur la face *interne* du manteau, c'est-à-dire sur la face bordant la cavité palléale. Il s'agit bien là de métacercaires échappées de l'espace extrapalléal périphérique à travers les déchirures du périostracum.

Il est remarquable que l'espèce britannique, *Meiogymnophallus minutus* Cobbold, très semblable à *G. fossarum*, parasite de *Cardium edule*, n'a pas été signalée comme fréquentant le microbiotope extrapalléal périphérique ; on la trouve seulement sous l'umbo (M. V. LEBOUR, 1911 ; W. NICOLL, 1906 ; H. A. COLE, 1938 ; B. LOOS-FRANK, 1971), « above the digestive gland on the pallial line which lies in the wedge-shaped cavity of the shell, below the hinge of the cockle » (E. A. BOWERS et B. L. JAMES, 1967). Ce microbiotope de la région extrapalléale sous-articulaire est donc commun à *M. minutus* et *G. fossarum*.

RÉGION EXTRAPALLÉALE SOUS-ARTICULAIRE

(Fig. 6)

Sur les bordures antérieure, ventrale et postérieure de chaque valve, l'espace extrapalléal périphérique est très nettement séparé de l'espace extrapalléal proprement dit par la barrière des muscles rétracteurs des bords du manteau. Par contre, au-dessous de la charnière, sur toute la longueur de la zone de suture des manteaux droit et gauche, il communique très largement avec l'espace *interpallium et conchas* « général ». Malgré cela, la répartition des métacercaires est rigoureusement limitée à la région située au-dessous de la charnière, le long de l'aire médio-dorsale du Pélécy-pode, presque exclusivement au niveau de l'isthme palléal. Je n'ai jamais rencontré de métacercaires en dehors de cette zone ; elles sont invariablement absentes dans l'espace extrapalléal général.

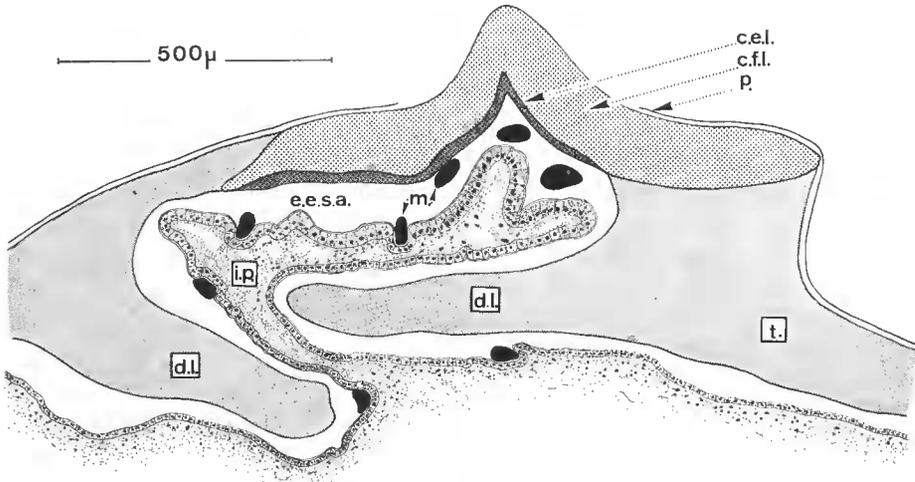


FIG. 6. — Coupe transversale au niveau de l'isthme palléal d'un *Cardium glaucum* de 1,80 cm de longueur, intensément infesté naturellement par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* (lagune de Beauduc, février 1972).

c.e.l., c.f.l. : couches externe et de fusion du ligament ; d.l. : dent latérale ; e.e.s.a. : espace extrapalléal sous-articulaire ; i.p. : isthme palléal ; m. : métacercaires ; p. : périostracum ; t. : test.

La distribution des métacercaires est assez uniforme le long de la bande extrapalléale médio-dorsale ; on n'observe aucune concentration en un endroit privilégié, sous l'umbo par exemple, comme c'est le cas pour *M. minutus* chez *C. edule*.

Dans le microbiotope sous-articulaire, les métacercaires sont toujours libres. Quelques villosités rappellent, à un degré moindre toutefois, ce que je viens de signaler au niveau du bourrelet palléal mais elles contiennent rarement des larves. A aucun moment, je n'ai observé des phénomènes de prolifération palléale tendant à circonscrire des métacercaires et encore moins des enveloppements complets avec formation de vésicules épithéliales (« sporocystes ») comme la chose a été décrite pour *M. minutus* chez *C. edule* par H. L. JAMESON (1902), W. NICOLL (1906), M. V. LEBOUR (1911), H. A. COLE (1938), E. A. BOWERS et B. L. JAMES (1967) et B. LOOS-FRANK (1971). Toutes ces observations reposent sur l'étude de coupes sériées de plusieurs *C. glaucum* coupés *in toto* et sur de très nombreuses dissections. Ces résultats sont les mêmes quels que soient l'âge ou l'intensité de l'infestation de l'hôte vecteur, même lorsque cette dernière dépasse 4 000 métacercaires par individu !

Enfin, à la différence de ce qui a été signalé en Grande-Bretagne par E. A. BOWERS et B. L. JAMES chez *C. edule*, parasité par *M. minutus*, je soulignerai qu'ici, aucune lésion des cellules de l'hôte due aux métacercaires de *G. fossarum* n'a pu être décelée dans aucun des deux microbiotopes.

TABLEAU I. — Divergences entre *Meiogymnophallus minutus* et *Gymnophallus fossarum*.

	MICROBIOTOPE	<i>M. minutus</i>	<i>G. fossarum</i>
Hôte vecteur		<i>Cardium edule</i>	<i>Cardium glaucum</i>
Importance relative des microbiotopes des métacercaires	e.e.s.a.	+++	+
	e.e.p.	0 ¹	+++
Répartition des métacercaires	e.e.s.a.	condensées sous l'umbo	uniforme
	e.e.p.		uniforme
Enveloppement des métacercaires	e.e.s.a.	oui	non
	e.e.p.		non
Lésions cellulaires produites par les métacercaires	e.e.s.a.	oui	non
	e.e.p.		non

e.e.s.a. = espace extrapalléal sous-articulaire ; e.e.p. = espace extrapalléal périphérique.

1. « In *Cardium*, the sporocysts occurred in the mantle-margin, close to the anterior border of the anterior muscle » (H. L. JAMESON, 1902 : 155) ; cette curieuse position a été démentie par W. NICOLL (1906 : 149) et M. V. LEBOUR (1907 : 18 ; 1911 : 427).

Les divergences entre *Meiogymnophallus minutus* et *Gymnophallus fossarum*, en ce qui concerne les microbiotopes des métacercaires, leur importance relative et les réactions de l'hôte vecteur aux parasites, sont résumées dans le tableau I.

On pourrait croire, à première vue, que toutes ces différences sont relatives à la nature de l'hôte vecteur. Pour répondre à cette question, j'ai infesté expérimentalement avec les cercaires de *G. fossarum*, 50 *C. edule* de dimensions différentes en provenance de la Manche ; j'ai alors constaté une répartition des métacercaires semblable à celle observée chez *C. glaucum*, à savoir une énorme quantité dans l'espace extrapalléal périphérique et une très faible proportion sur toute la longueur de l'espace extrapalléal sous-articulaire.

Je soulignerai enfin que, d'après B. LOOS-FRANK (1971), citant une correspondance de G. LAUCKNER, les métacercaires de *M. minutus* parasitent dans la mer du Nord seulement *C. edule* et pas *C. lamarcki*, pourtant présent dans le même habitat. Dans la nomenclature trinominale récente, *Cerastoderma glaucum lamarcki* (Reeve, 1884) est considéré comme une sous-espèce de *Cerastoderma glaucum glaucum* (Bruguière, 1789) (voir F. NORDSIECK, 1969).

A la différence de ce qui a été observé chez *C. edule*, il y a chez *C. glaucum* deux microbiotopes abritant les métacercaires de *G. fossarum*. Comment expliquer que dans un même individu-hôte, on retrouve les métacercaires d'une même espèce dans des microbiotopes si différents ? En fait, ces deux microbiotopes ne sont différents qu'en apparence. En effet, il ne faut pas perdre de vue que l'isthme palléal au niveau duquel sont cantonnées les métacercaires de *G. fossarum* résulte de la fusion des bourrelets interne et externe des lobes palléaux droit et gauche.

III. VARIATIONS DU TAUX DU PARASITISME A L'INTÉRIEUR DES MICROBIOTOPES

Dans certaines stations, les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* sont invariablement plus nombreuses dans l'espace extrapalléal sous-articulaire que dans l'espace extrapalléal périphérique ; dans d'autres stations, c'est le contraire.

En Camargue, de part et d'autre de l'embouchure du grand Rhône, s'ouvrent deux golfes au fond desquels s'étendent les lagunes où se déroule le cycle biologique de *G. fossarum*. Au fond du golfe de Fos-sur-mer, la lagune de Port-Saint-Louis-du-Rhône (Carteau) est assez largement ouverte aux influences de la haute mer ; le parasitisme dont est responsable *G. fossarum* y est peu important. Par contre, au fond du golfe des Saintes-Maries-de-la-Mer, la lagune ne communique avec la mer que par une passe étroite ; le mode y est beaucoup plus calme que dans la lagune précédemment mentionnée. Dans cet épidémiotope relativement confiné, l'intensité du parasitisme est élevée.

Dans ces deux lagunes, j'ai prélevé le même jour (29 février 1972) tous les *C. glaucum* présents sur une même surface (10 m²). Un comptage rigoureux de toutes les métacercaires présentes à l'intérieur de chaque microbiotope m'a permis d'établir un ensemble de courbes qui apportent une explication au problème énoncé au début de ce paragraphe (fig. 7).

Dans l'épidémiotope où l'infestation est faible (lagune de Port-Saint-Louis), la plupart des métacercaires sont cantonnées dans l'espace extrapalléal sous-articulaire, un nombre

plus restreint dans l'espace extrapalléal périphérique. Je ne pense pas que l'on puisse parler d'un *preferendum* en faveur de l'espace extrapalléal sous-articulaire ; la plus grande abondance des métacercaires dans ce microbiotope peut simplement s'expliquer par la plus grande quantité de cercaires pénétrant par la voie des palpes labiaux (voir p. 322). Mais le microbiotope extrapalléal sous-articulaire n'est pas très extensible comme le montre la différence relativement peu importante de la courbe établie pour un milieu très contaminé (lagune de Beauduc, fig. 7). Dans ce dernier, pendant que l'espace extrapalléal sous-articulaire s'achemine vers un état de saturation, l'infestation de l'espace extrapalléal périphérique se poursuit, sans doute moins intensivement mais sûrement et presque sans déchet. En effet, la quantité de cercaires pénétrant directement à travers le bord palléal

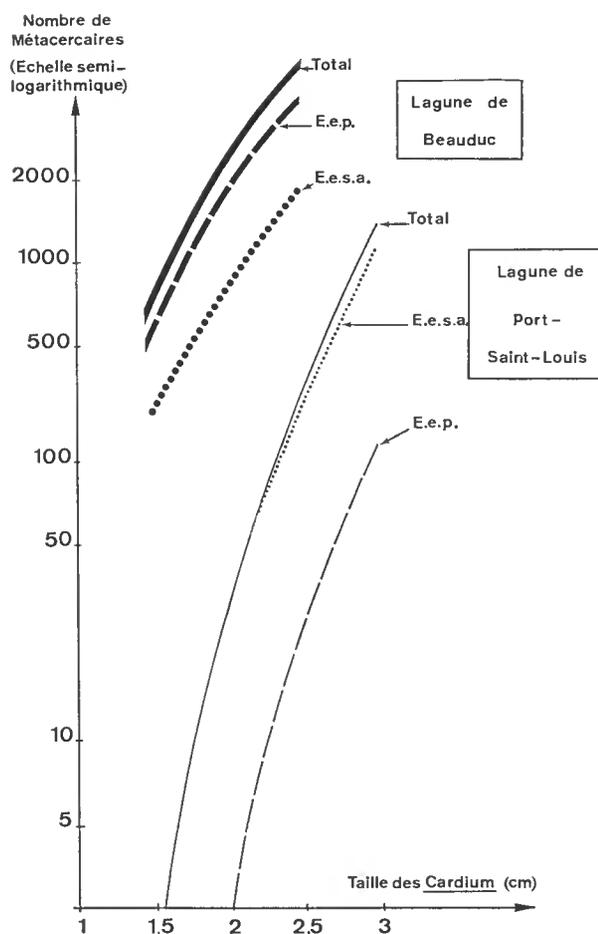


FIG. 7. — Variation du nombre de métacercaires de *Gymnophallus fossarum* trouvées dans les microbiotopes extrapalléaux en fonction de la taille des *Cardium glaucum*. En traits fins : lagune de Port-Saint-Louis-du-Rhône (station peu infestée) ; en traits épais : lagune de Beauduc (station très infestée). 29-II-1972.

est peu importante par rapport à celle des larves utilisant la voie des palpes labiaux ; la mortalité est moindre lors de ce passage par la voie secondaire mais directe (voir p. 323). C'est ainsi que, dans les stations très infestées, l'espace extrapalléal périphérique abrite une quantité de plus en plus grande de métacercaires. Comme le montrent les courbes, le microbiotope extrapalléal périphérique est extrêmement extensible (plus de 5 000 métacercaires chez un même individu !). Le reflet de l'infestation générale est donné, dans les stations peu parasitées, par le nombre de métacercaires trouvées dans l'espace extrapalléal sous-articulaire ; dans les stations très infestées, il est indiqué au contraire par la quantité de larves abritées dans l'espace extrapalléal périphérique.

IV. RELATIONS ENTRE LE MICROBIOTOPE OCCUPÉ PAR LES MÉTACERCAIRES ET CERTAINES ANOMALIES DU TEST DE *CARDIUM GLAUCUM*

Dans certaines stations de Camargue (lagune de Beauduc), le test des *C. glaucum* présente diverses anomalies. On peut observer en effet, sur la face externe des valves, des lignes de décrochement, ayant la forme de dénivellations plus ou moins accusées, parallèles aux stries d'accroissement ; leur nombre varie souvent mais pas toujours en fonction de l'âge du Lamelibranche : on en compte parfois trois sur un même test. Entre deux accidents successifs, le test revêt un aspect généralement normal (fig. 8, A-B). Souvent, à la périphérie de chaque valve, une importante épaisseur de périostreaum apparaît sous la forme de fines lamelles empilées les unes au-dessus des autres. Souvent, le bord ventral n'est plus régulièrement courbe mais plus ou moins rectiligne. Parfois, les deux valves ne sont plus jointives sur leur face ventrale et la cavité palléale devient ainsi largement accessible aux éléments étrangers (fig. 8, C). Sur la face interne du test, on distingue encore, mais dans une plus faible mesure, la trace des lignes de décrochement ; en outre, près de la marge ventrale de la coquille, la profondeur des sillons entre les côtes rayonnantes est plus importante que dans la normale. Par contre, je n'ai pas observé de formations perlées.

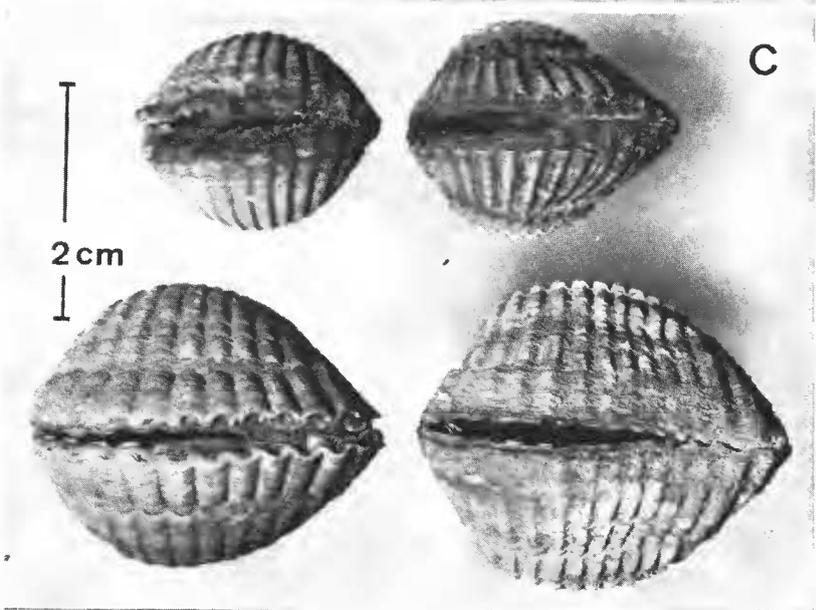
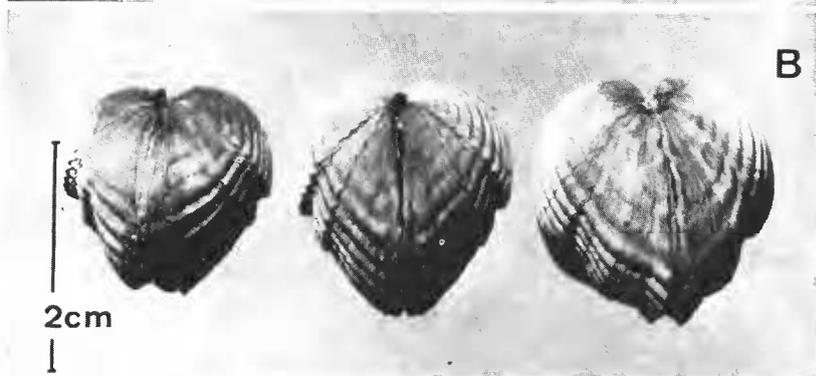
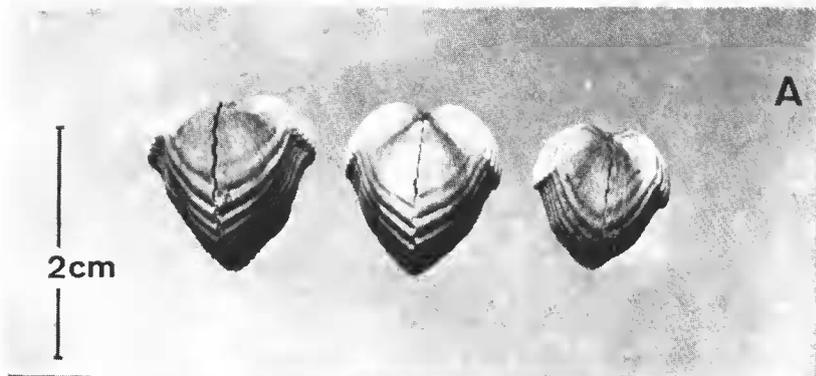
L'examen parasitologique de ces coquillages révèle la présence de métacercaires de *G. fossarum* en quantités vraiment prodigieuses, la plus grande partie des larves étant localisée dans l'espace extrapalléal périphérique.

Dans des stations où le parasitisme, dont est responsable *G. fossarum*, est au contraire faible ou nul (lagune de Port-Saint-Louis-du-Rhône par exemple), des anomalies semblables à celles décrites ci-dessus ne sont jamais observées sur le test de *C. glaucum*. Il y a donc un rapport étroit entre la présence de ces irrégularités et le parasitisme à l'intérieur de l'espace extrapalléal périphérique.

Comment interpréter ces faits ? On sait que la croissance de la coquille des Lamelli-

FIG. 8. — Quelques anomalies relevées sur le test des *Cardium glaucum* intensément infestés par les métacercaires de *Gymnophallus fossarum* (lagune de Beauduc).

A et B : on remarquera les lignes de décrochement très accusées (vues postérieures). C : les valves ne sont plus jointives et la cavité palléale devient visible (vues ventrales).



branches s'opère grâce à la précipitation calcique intervenant dans le liquide extrapalléal de l'espace périphérique. Or, c'est précisément là l'un des deux microbiotopes occupé par les métacercaires de *G. fossarum*. Il est vraisemblable que la composition chimique de ce liquide extrapalléal doit être plus ou moins modifiée par la présence des métacercaires, surtout quand l'intensité du parasitisme est extrêmement importante. Par voie de conséquence, la croissance de la coquille est perturbée et un accident s'inscrit alors sur le test.

Nous avons vu que, dans la cavité extrapalléale marginale, les métacercaires sont invariablement attirées vers la bordure libre du manteau ; quelques-unes s'insinuent parmi les villosités palléales, d'autres parviennent même à s'introduire dans le sillon périostracal (entre les bourrelets moyen et externe) au fond duquel sont disposées les assises cellulaires engendrant le périostracum. La présence des larves au fond de ce sillon d'une part, contre le voile de périostracum fraîchement élaboré d'autre part, entraîne chez ce dernier de nombreuses déchirures d'où une nouvelle source de modification du liquide extrapalléal. A mesure que le périostracum est édifié, il est à nouveau lésé par les métacercaires et finalement, le bord des valves (le bord ventral principalement) sera limité par une grande épaisseur de périostracum disposé en de nombreuses couches superposées. La crise terminée, au-dessous de cette accumulation, repart un test dont la croissance est relativement normale jusqu'à ce que celle-ci se trouve une nouvelle fois perturbée. Ainsi apparaissent, sur chaque valve, plusieurs décrochements, parallèles entre eux, qui peuvent être interprétés comme le résultat d'attaques successives par les cercaires de *G. fossarum*, lesquelles se reproduisent chaque année au printemps.

Dans les *C. glaucum* très intensément infestés, la profondeur importante des sillons entre les côtes rayonnantes, au niveau du bord interne de chaque valve, s'explique simplement par la plus grande épaisseur du bourrelet palléal externe.

CONCLUSION

Jusqu'à ce jour, on ignorait le chemin emprunté par les cercaires des Gymnophallides pour parvenir jusque dans le microbiotope où elles évolueront en métacercaires. On ne faisait à cet égard que des suppositions : « Il semble naturel de croire, et c'est là l'opinion des auteurs, que le Distome a pénétré dans la cavité conchopalléale en venant de l'extérieur et en s'insinuant entre la coquille et le manteau » (R. Ph. DOLLFUS, 1912). Par contre, L. BOUTAN (1904) avait émis l'hypothèse inverse selon laquelle « le Distome a pénétré dans la cavité conchopalléale en venant de l'intérieur du corps et en traversant la paroi du manteau ». C'est cette dernière opinion qui s'avère donc la plus proche de la réalité ; malheureusement, elle reposait sur des bases erronées, aussi fut-elle rejetée.

La première phase de la contamination du Lamellibranche relève d'un phénomène passif, les cercaires étant entraînées jusqu'à l'intérieur de la cavité palléale avec le courant d'eau engendré par le siphon inhalant. Une partie des larves de *G. fossarum* pénètre alors directement dans le bourrelet palléal de *C. glaucum*, derrière lequel elles trouvent immédiatement un microbiotope favorable dans lequel elles pourront évoluer en métacercaires. La plupart des autres cercaires sont dirigées par les courants ciliaires jusque vers les palpes

labiaux et les branchies dans lesquels elles pénétreront. Cette phase active se poursuit ensuite par une effraction de tous les tissus, la larve ne semblant pas choisir une voie privilégiée dans le corps du Lamellibranche. C'est ainsi que, avant de parvenir dans l'espace extrapalléal où elles se transformeront en métacercaires, des cercaires en nombre plus ou moins grand seront éliminées. Cependant, certaines voies sont invariablement délaissées. Il semblerait pourtant que perforcer le manteau, puis suivre l'espace *interpallium et conchas* jusque dans la région sous-articulaire, soit le chemin le plus aisé ; il est remarquable que, même pour un court transit, cette voie soit rejetée. Les microbiotopes dans lesquels les métacercaires évolueront sont extrêmement précis et rigoureusement définis, limités ici à la seule région la plus marginale de toute la coquille. Je soulignerai le fait frappant selon lequel, lorsque l'intensité du parasitisme s'élève pour atteindre des valeurs très grandes, le microbiotope n'accroît pas son volume en s'étendant vers l'espace extrapalléal adjacent pourtant libre ; il s'ensuit une saturation du microbiotope, lequel finit par se dégrader du fait des énormes concentrations de parasites. Il en résulte alors des dommages au niveau de l'hôte vecteur comme par exemple ceux constatés sur le test de *C. glaucum*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTOLI, P., 1972. — Les cycles biologiques de *Gymnophallus nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 et *G. fossarum* P. Bartoli, 1965, espèces jumelles parasites d'Oiseaux de rivages marins (Trematoda, Digenea, Gymnophallidae). *Annls Parasit. hum. comp.*, **47** : 193-223.
- BOUTAN, L., 1904. — Les perles fines, leur origine réelle. *Arch. Zool. exp.*, 4^e sér., **2** (1) : 47-90.
- BOWERS, E. A., et B. L. JAMES, 1967. — Studies on the morphology, ecology and life-cycle of *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) comb. nov. (Trematoda : Gymnophallidae). *Parasitology*, **57** : 281-300.
- COLE, H. A., 1938. — On some larval trematode parasites of the Mussel (*Mytilus edulis*) and the Cockle (*Cardium edule*). Part. II. A new larval *Gymnophallus* (*Cercaria cambrensis*) sp. nov. from the Cockle (*Cardium edule*). *Parasitology*, **30** : 40-43.
- DOLLFUS, R. Ph., 1912. — Contribution à l'étude des Trématodes marins des côtes du Boulonnais. Une métacercaire margaritifère parasite de *Donax vittatus* Da Costa. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **25** (3-4) : 85-144.
- JAMESON, H. L., 1902. — On the origin of Pearls. *Proc. zool. Soc. London*, **1** : 140-166.
- LEBOUR, M. V., 1911. — A review of the British marine cercariae. *Parasitology*, **4** : 416-456.
- LOOS-FRANK, B., 1971. — Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. IV. Übersicht über die gymnophalliden Larven aus Mollusken der Gezeitenzone. *Z. Parasitenk.*, **36** : 206-232.
- NICOLL, W., 1906. — Notes on Trematode Parasites of the Cockle (*Cardium edule*) and Mussel (*Mytilus edulis*). *Ann. Mag. nat. Hist.*, **17** (7) : 148-155.
- NORDSIECK, F., 1969. — Die europäischen Meeremuscheln (Bivalvia). Vom Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarzes Meer. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.

Manuscrit déposé le 15 juin 1972.

*Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 117, janv.-févr. 1973,
Zoologie 91 : 319-334.*

Achévé d'imprimer le 31 octobre 1973.